

**Univerzita Karlova v Praze**  
**Přírodovědecká fakulta**

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Biologie

Katedra experimentální biologie rostlin



Klára Haiclová

**Význam mykorhizních hub v dekompozici kořenů**  
The importance of mycorrhizal fungi in the root decomposition

Bakalářská práce

Školitel: Mgr. Petr Kohout  
Konzultant práce: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Praha, 2017

## **Poděkování**

Poděkovat bych chtěla především vedoucímu své práce, Mgr. Petru Kohoutovi, za nekonečnou trpělivost a vstřícnost, za všechny rady a podnětné připomínky a hlavně za veškerý čas, který nad mou prací strávil.

Veliké poděkování si zaslouží i má maminka za slova povzbuzení a za obrovskou podporu.

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem řádně uvedla a citovala veškeré informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 24. 8. 2017

Podpis

## **Abstrakt**

Mykorhizní houby jsou známy jako symbionti mnoha druhů rostlin. Poskytují hostitelským rostlinám lepší přístup k minerálním živinám i vodě, a na oplátku od rostlin získávají uhlíkaté látky. Ačkoliv je značný podíl organické hmoty vázán v biomase kořenů, o faktorech ovlivňujících jejich rozklad je známo zatím málo. Pro nás je však důležité pochopit proces rozkladu kořenů i faktory, které ho ovlivňují. Znalosti o rozkladech kořenů nám pomáhají s porozuměním cyklu uhlíku a můžeme je využít i v otázkách týkajících se sekvestrace uhlíku v půdě.

Tato bakalářská práce se proto zaměřuje na význam a fungování mykorhizních hub během rozkladu kořenů. Popisuje vliv mykorhizních hub na rozklad kolonizovaných jemných kořenů, schopnost mykorhizních hub rozkládat organickou hmotu a ovlivňovat rychlost rozkladu konkurencí se saprotrófními organismy.

**Klíčová slova:** mykorhizní houby, kořeny, rozklad, rychlost, organická hmota, půda, význam, sekvestrace uhlíku

## **Abstract**

Mycorrhizal fungi are known as symbionts of many plant species. Fungi provide better access to mineral nutrients and water for host plants, and in return fungi receive carbohydrates from plants. Although a significant proportion of organic matter is bound in the root biomass, little is known about the factors affecting root decomposition. Understanding the process of root decomposition and the factors that affect it, is important to us. Knowledge of root decomposition helps us understand the carbon cycle and answer questions about carbon sequestration in soil.

This Bachelor's thesis is focused on the importance and function of mycorrhizal fungi during root decomposition. It describes the influence of mycorrhizal fungi on the decomposition of fine roots colonized by mycorrhizae, the ability of mycorrhizal fungi to decompose organic matter and influence the decomposition rate through competition with saprotrophic organisms.

**Keywords:** mycorrhizal fungi, roots, decomposition, rate, organic matter, soil, importance, carbon sequestration

## Obsah

<b>1. ÚVOD</b>	1
<b>2. MYKORHIZNÍ SYMBIÓZA</b>	2
2.1 Základní charakteristika mykorhizní symbiózy	2
2.2 Typy mykorhizní symbiózy	3
2.2.1 Ektomykorhizní symbióza	3
2.2.2 Endomykorhizní symbióza	4
<b>3. VLASTNOSTI MYKORHIZNÍCH HUB OVLIVŇUJÍCÍCH ROZKLAD KOLONIZOVANÝCH KOŘENŮ</b>	5
3.1 Dusík	6
3.2 Chitin	7
3.3 Melanin	8
3.3.1 Vysoce melanizovaná ektomykorhizní houba <i>Cenococcum geophilum</i>	9
<b>4. EXPERIMENTY ZKOUMAJÍCÍ RYCHLOSTI ROZKLADU MYKORHIZNÍCH HUB A JEMNÝCH KOŘENŮ</b>	10
4.1 Srovnání rychlostí rozkladu mykorhizních hub a jemných kořenů	10
4.2 Srovnání rychlostí rozkladu jemných kořenů kolonizovaných a nekolonizovaných mykorhizními houbami	11
<b>5. MYKORHIZNÍ HOUBY JAKO ROZKLADAČI ORGANICKÉ HMOTY</b>	12
5.1 Hypotetické mechanismy rozkladu organické hmoty mykorhizními houbami	13
5.2 Enzymy degradující rostlinnou buněčnou stěnu	14
5.3 Konkurence mezi saprotrófními organismy a mykorhizními houbami	15
5.3.1 Prostorové oddělení společenstva mykorhizních hub a saprotrófních hub	15
<b>6. MYKORHIZNÍ HOUBY A JEJICH VÝZNAM V SEKVESTRACI UHLÍKU</b>	17
6.1 Agregace půdy	18
6.2 Kořenové exsudáty	18
6.3 Vliv globálních změn klimatu na mykorhizní symbiózu	18
<b>7. ZÁVĚR</b>	19
<b>8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY</b>	20

# 1. ÚVOD

Jako mykorhizní houby označujeme takové druhy půdních hub, které žijí v úzkém vztahu s kořeny vyšších rostlin. Tento vzájemně prospěšný vztah mezi různými typy mykorhizních hub a kořeny rostlin se nazývá mykorhizní symbióza (některými autory označována též jako mykorhiza).

Již v minulosti byly mykorhizní houby často studovány jako významný mutualistický partner mnoha ekonomicky i ekologicky důležitých dřevin, směr zkoumání se ale obracel spíše na individuální výhody, které tyto houby svým hostitelským rostlinám přinášely – jako je zlepšení přísunu vody a živin či účinnější obrana vůči kořenovým patogenům (Smith & Read, 2010).

V posledních letech je však především zkoumáno, jak mykorhizní houby ovlivňují rozklad půdní organické hmoty a jak se samy na tomto rozkladu podílejí. Je posuzována jejich role v cyklech uhlíku, dusíku i dalších živin nejen v lesních ekosystémech.

Rozklad jakéhokoliv opadu je pro ekosystém důležitý, ovlivňuje jeho produktivitu určováním rychlostí, ve kterých budou živiny kolovat. Kolonizace kořenů mykorhizními houbami může zásadně ovlivnit architekturu těchto kořenů a tím i rychlost jejich dekompozice (Langley & Hungate, 2003). Mykorhizní houby disponují i enzymatickou výbavou, se kterou jsou schopny rozkládat některé komplexní organické sloučeniny (Talbot *et al.*, 2008).

Rozklad nadzemního opadu byl již mnoha autory podrobně popsán (např. Heal, 1997; Hättenschwiler *et al.*, 2005; Berg & McClaugherty, 2008), znalosti o faktorech ovlivňujících rychlosti rozkladu podzemního opadu jsou však stále velmi chudé, a to zejména kvůli problematickému měření těchto rychlostí.

Pochopení procesů rozkladu rostlinných kořenů, na kterých se kromě dalších zástupců mikrobiálního společenstva významnou měrou podílí mykorhizní houby, je důležitou součástí v předvídání dopadů globálních změn (včetně zvýšené koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře) na biogeochemické cykly. Pozornost vědců se zaměřuje především na množství uhlíku sekvestrovaného v půdě a na faktory ovlivňující tuto sekvestraci.

Cílem této bakalářské práce je shrnout dosavadní poznatky o významném působení mykorhizních hub na dekompozici kořenů. Nejprve se zaměřuji na celkovou charakteristiku mykorhizních hub a na jejich rozdělení na základě typu kolonizace hostitelských buněk. Dále se ve své práci věnuji charakteristice jemných kořenů a vlastnostem mykorhizních hub, které zvyšují či naopak snižují rychlost rozkladu kolonizovaných kořenů. Následuje kapitola zabývající se experimenty, které srovnávají rychlosti rozkladu kolonizovaných a nekolonizovaných kořenů a mykorhizních hub, a kapitola, pojednávající o mykorhizních houbách jako o rozkladačích organické hmoty. Závěr práce věnuji významu mykorhizních hub v sekvestraci uhlíku.

## 2. MYKORHIZNÍ SYMBIÓZA

### 2.1 Základní charakteristika mykorhizní symbiózy

Termín mykorhiza vznikl spojením dvou řeckých slov: *mykés* (houba) a *rhíza* (kořen). Tento termín byl poprvé použit v roce 1885 německým vědcem Albertem Bernhardem Frankem, který zkoumal vztah mezi rostlinami a půdními organismy (Smith & Read, 2010).

Mykorhizní symbióza je v přírodě široce rozšířená. Přítomnost mykorhizních hub byla potvrzena u kořenů více než 90 % cévnatých rostlin. Cévnaté rostliny mají totiž dobře vyvinuté kořeny, náznaky kolonizace mykorhizními houbami však můžeme nalézt i u rostlin bezcévných, například u jätrovky *Conocephalum conicum*, která byla kolonizována symbiotickou houbou tvarem podobnou arbuskulární mykorhizní houbě (Ligrone & Lopes, 1989).

S kořeny rostlin většinou udržují mykorhizní houby mutualistický vztah, existují však i případy, kdy mykorhizní houby získají převahu nad svým hostitelem a čisté náklady rostlin na udržování mykorhizní symbiózy přesáhnou jejich přínosy (Johnson *et al.*, 1997).

Mykorhizní houby kolonizují jen určitá pletiva kořene, a to kořenovou pokožku (rhizodermis) a kořenovou kůru. Hlouběji do kořene mykorhizní houby nepronikají, nemůžeme je tedy nalézt v kořenovém středním válci obsahujícím vodivá pletiva, a zpravidla se nenachází ani v jiných částech rostlin (Gryndler *et al.*, 2004).

Rostliny dodávají svým mykorhizním partnerům asimiláty, a to přes kořenové rozhraní, aby houby mohly dobře živit svá extramatrickální (mimo rostlinu žijící) mycelia. Na oplátku houby svým hostitelům umožňují lepší přístup k minerální výživě (hlavně k dusíku a fosforu) a rovněž jejich prostřednictvím rostliny efektivněji získávají vodu. Kolonizací kořene mykorhizními houbami totiž dochází ke zvětšení absorpčního povrchu kořenů (Mejstřík, 1988). Existují ale i případy, kdy rostlina sama není schopna fotosyntézy a získává od svého mykorhizního partnera i organické látky. Tento způsob výživy rostlin pak označujeme jako mykoheterotrofii (Taylor *et al.*, 2002).

Mykorhizní houby svým vlastním působením i skrze interakce s ostatními organismy významně ovlivňují základní vlastnosti ekosystému. Půda v bezprostřední blízkosti kořenů má změněné fyzikální i chemické vlastnosti, a to díky látkám, které jsou z kořenů uvolňovány. Pozměněnou půdu vyskytující se v blízkosti kořenů a povrch těchto kořenů souhrnně označujeme jako rhizosféru. V případě, je-li kořen kolonizován mykorhizními houbami, nazýváme jeho mikrobiální společenstvo, nacházející se v jeho bezprostředním okolí, mykorhizosféra. Mykorhizní houby svou přítomností také podstatně ovlivňují složení bakteriální mikrobioty mykorhizosféry, která se tak výrazně odlišuje od bakteriální mikrobioty rhizosféry (Gryndler *et al.*, 2004). Bezprostřední okolí hyf mykorhizních hub je rovněž ovlivněno

organickými látkami, které jsou produkovány mykorhizou, a označujeme ho proto jako mykosféru.

Aby mohly být rostliny vůbec kolonizovány mykorhizními houbami, je zapotřebí, aby byly živé mykorhizní houby již přítomny v půdě, a to buď ve formě klidového stádia – spor – schopných přežít i nepříznivé podmínky, jako již symbioticky rostoucí, či ve formě vegetativního mycelia, které je však závislé na dostatku vlhkosti (Gryndler *et al.*, 2004). Kolonizace kořenů je náhodný proces založený na náhodném setkání kořene a houbové hyfy. Je však třeba, aby se setkal vhodný houbový symbiont s vhodným hostitelem. Existují mykorhizní houby schopné kolonizovat stovky druhů dřevin (např. *Cenococcum geophilum*), naproti tomu se v půdě nachází i houby specializující se pouze na jednoho hostitele (např. *Suillus grevillei* kolonizující modřín) (Gryndler *et al.*, 2004).

Zástupce mykorhizních hub taxonomicky zařazujeme do oddělení Ascomycota (vřeckovýtrusé), Basidiomycota (stopkovýtrusé) a Glomeromycota (poměrně nově vzniklé oddělení odštěpené od hub spájivých – Zygomycota; Schüßler *et al.*, 2001).

## 2.2 Typy mykorhizní symbiózy

Existují dva základní typy mykorhizní symbiózy, které rozlišujeme na základě typických morfologických znaků – podle způsobu kolonizace rostlinných kořenových buněk, a to ektomykorhizní symbióza a endomykorhizní symbióza.

### 2.2.1 Ektomykorhizní symbióza

Ektomykorhizní symbióza je charakterizována pronikáním hyf mezi buňky samotné. Ektomykorhizní houba tak neproniká do vnitřních prostorů rostlinných buněk, ale v mezibuněčných prostorech vytváří propletence hyf – tzv. Hartigovu síť. Hartigova síť se nachází mezi buňkami kořenové pokožky a vnějšími vrstvami primární kořenové kůry. Povrch kořene kolonizovaný ektomykorhizní houbou lze velmi často dobře rozpoznat – vytváří masivní hyfové konstrukce kolem jemných kořenů. Tato spleť hyf bývá označována jako hyfový plášť. Ektomykorhizní houby jsou důležitými symbionty pro mnoho rostlinných taxonů včetně čeledí Betulaceae, Caesalpinioideae, Dipterocarpaceae, Fagaceae, Myrtaceae, Pinaceae a Salicaceae (Hobbie, 2006; Koide *et al.*, 2011).

Díky velké hojnosti a diverzitě ektomykorhizních houbových druhů je nutné tyto houby rozlišovat na základě morfologických a anatomických znaků. Na základě struktury extramatrikálního mycelia, množství hyf a přítomnosti a charakteru rhizomorf (agregátů hyf) byl proto vytvořen systém exploračních typů, které ektomykorhizní houby mohou tvořit (Agerer, 2001). Zde uvádím jen stručný přehled exploračních typů podle Agerer (2001), jejichž základní znalost je důležitá pro pochopení této bakalářské práce.

Morfotypy kontaktního exploračního typu („*Contact exploration type*“) jsou charakterizovány hladkým pláštěm a malým množstvím hyf, které jsou v těsném kontaktu s listovým opadem. Mezi charakteristické rody tohoto exploračního typu patří *Balsamia*, *Lactarius* či *Russula*.

Explorační typ s krátkými hyfami („*Short-distance exploration type*“) vytváří výrazný obal hyf, rhizomorfy však nejsou tvořeny. Tento explorační typ tvoří například ektomykorhizní houby *Cenococcum*, *Genea* či *Humaria*.

Explorační typ se středně dlouhými hyfami („*Medium-distance exploration type*“) vytváří rhizomorfy, dle jejichž morfologie a vlastností (diferenciace, větvení) se tento explorační typ dále dělí na tři explorační podtypy – trásnitý explorační podtyp („*Fringe exploration subtype*“), polštářovitý explorační podtyp („*Mat exploration subtype*“) a hladký explorační podtyp („*Smooth exploration subtype*“). Typickými rody tohoto exploračního typu se středně dlouhými hyfami jsou *Amanita*, *Laccaria* či *Piloderma*.

Morfotyp exploračního typu s dlouhými hyfami („*Long-distance exploration type*“) je obvykle popisován jako typ s hladkým pláštěm a s menším počtem vysoce diferencovaných rhizomorf. Mezi zástupce exploračního typu s dlouhými hyfami patří například *Boletus*, *Paxillus* nebo *Scleroderma*.

Ektomykorhizní druhy typické pro slizákovitý explorační typ („*Pick-a-back exploration type*“) jsou schopny prorůst do rhizomorf či plášťů jiných hub tvořících ektomykorhizní symbiózu a vytvářet s nimi asociace. Tento explorační typ je charakteristický pro čeled' Gomphidiaceae.

### 2.2.2 Endomykorhizní symbióza

Hyfy endomykorhizních hub pronikají do vnitřního prostoru buněk hostitelova kořene. Byly identifikovány na kořenech největšího počtu rostlinných druhů. Mezi endomykorhizní houby řadíme mykorhizní houby vytvářející s hostitelskou rostlinou arbuskulární mykorhizní symbiózu, erikoidní mykorhizní symbiózu a orchideoidní mykorhizní symbiózu.

Arbuskulární mykorhizní symbióza získala svůj název podle bohatě větvených útvarů nazývaných arbuskule, které vytváří ve vnitřním prostoru hostitelových buněk. Jedná se o v přírodě nejrozšířenější, fylogeneticky nejstarší a nejméně specializovaný typ mykorhizní symbiózy. Tvoří symbiózu s velkým počtem druhů kulturních rostlin a nachází se tak téměř ve všech půdách, které jsou obdělávány (Gryndler *et al.*, 2004).

Orchideoidní mykorhizní symbióza se naproti tomu vyskytuje pouze u čeledi Orchideaceae (vstavačovitě). Pro své hostitelské rostliny je životně důležitá, jejich semena by nejen kvůli svému nízkému obsahu zásobních látek nebyla schopna bez přítomnosti specializovaných mykorhizních hub ani vyklíčit. Tento typ mykorhizní symbiózy je známý svou dvojí kolonizací, přičemž první kolonizace probíhá po vyklíčení semene v prvoklíčku, ke druhé kolonizaci pak



dochází v pletivech kořene. U hub tvořících orchideoidní mykorhizní symbiózu můžeme pozorovat uvnitř hostitelových buněk smotky hyf, tzv. pelotony. V pokožce se však žádné pelotony netvoří a houba těmito buňkami pouze prochází. Ke kolonizaci dochází u buněk kořenové kůry.

Erikoidní mykorhizní symbióza se vyskytuje u většiny zástupců čeledi Ericaceae (vřesovcovité rostliny). I zde jsou přítomné smotky hyf, jenž se tvoří ve vnitřním prostoru buněk. Oproti orchideoidní mykorhizní symbióze však dochází ke kolonizaci nejsvrchnější vrstvy buněk kořene, tedy kořenové pokožky, do hlubších vrstev hyfy příliš nepronikají.

Kromě těchto druhů mykorhizní symbiózy existují i přechody mezi ektomykorhizní symbiózou a endomykorhizní symbiózou. Sem řadíme ektendomykorhizní symbiózu, arbutoidní mykorhizní symbiózu a monotropoidní mykorhizní symbiózu. Tyto typy mykorhizních symbióz však přesahují rozsah bakalářské práce.

### **3. VLASTNOSTI MYKORHIZNÍCH HUB OVLIVŇUJÍCÍCH ROZKLAD KOLONIZOVANÝCH KOŘENŮ**

Rozklad podzemního i nadzemního rostlinného opadu je pro fungování ekosystémů životně důležitý. Dekompozice rostlinných pletiv v terestrických ekosystémech významně ovlivňuje přenos uhlíku a živin do půdy. V podzemním opadu různé části kořenového systému rostou i umírají současně v rámci malého prostoru, což je velký a podstatný rozdíl proti rozkladu rostlinných nadzemních tkání.

Rozklad podzemního opadu navíc přímo souvisí s dostupností živin pro rostliny a může tak ovlivňovat jejich růst, produkci či dokonce složení rostlinného společenstva (Langley & Hungate, 2003). I přes to, že kořeny rostlin představují velké úložiště půdního uhlíku (Silver & Miya, 2001), byla až donedávna dekompozici kořenů věnována mnohem menší pozornost nežli rozkladu nadzemního opadu.

Kořenový systém rostlin je tvořen množstvím kořenů odlišné tloušťky, délky či funkce, které rostou různými směry a vytváří tak v půdě spleť síť. Dle tloušťky se kořeny obvykle dělí na hrubé kořeny – jejich průměr je větší jak 2 mm, a na jemné kořeny, mající průměr rovný nebo menší jak 2 mm. Hlavní funkcí jemných kořenů je získávání vody a živin z půdy.

Jemné kořeny jsou charakterizovány limitovanou délkou života i anatomickou stavbou odlišnou od hrubých kořenů – nejsou schopny druhotně tloustnout. I přes své malé rozměry a pomíjivost jsou však velmi důležité – v jejich biomase se nachází až 5 % množství atmosférického uhlíku a je do nich směřována téměř jedna třetina čisté roční primární produkce (Jackson *et al.*, 1997). Jemné kořeny tak představují nenahraditelný zdroj organických látek v půdě (Persson, 1978).

Měření rychlostí rozkladu jemných kořenů je však velmi náročné, což nám brání lépe pochopit rozklad podzemního opadu a význam tohoto procesu pro ekosystém. Naším cílem je tedy zkoumat jednotlivé faktory, které mohou pozitivně či negativně regulovat rozkladové rychlosti půdní organické hmoty (King *et al.*, 1997).

Jelikož se na rozdíl od listového opadu kořeny vyskytují v půdě a díky tomu jsou chráněny před extrémními teplotami a srážkami, Silver a Miya (2001) navrhuje, že chemické složení kořenů hraje významnou úlohu při jejich dekompozici. Jemné kořeny mnoha rostlin jsou kolonizovány mykorhizními houbami. Mykorhizní houby a zvláště ektomykorhizní houby ovlivňují svou kolonizační architekturu i složení jemných kořenů, které jsou uzavřeny v houbové tkáni, a mění tak jejich rozkladové rychlosti (Langley & Hungate, 2003). Tato kapitola se proto věnuje chemickým složkám nacházejícím se v mykorhizních houbách, které mohou rychlosti rozkladu jemných kořenů ovlivňovat svou odolností či naopak labilitou.

### 3.1 Dusík

Mykorhizní houby obsahují ve svých buňkách velké množství dusíku přítomného ve formě nejrůznějších sloučenin. Po svém rozkladu jsou tak jeho významným zdrojem (Wallander *et al.*, 2004). Až 32 % dusíku přítomného v ekosystému si udržují mycelia ektomykorhizních hub ve svých tkáních, což následně zpomaluje růst jejich hostitelských rostlin (Colpaert *et al.*, 1996). Koncentrace dusíku zjištěné ve tkáních ektomykorhizních hub jsou vyšší ve srovnání s koncentracemi nalezenými v jemných kořenech (Koide *et al.*, 2011).

Druhy ektomykorhizních hub se od sebe odlišují koncentracemi dusíku přítomnými v jejich tkáních i rychlostmi, při kterých se tyto tkáně rozkládají (Koide & Malcolm, 2009). Dusík je tak pravděpodobně jedním z nejdůležitějších faktorů, které ovlivňují složení společenstva ektomykorhizních hub (Gryndler *et al.*, 2004), i rychlost rozkladu mykorhizních tkání (Koide & Malcolm, 2009).

Není to zase tak překvapivé. I rychlosti rozkladu listového opadu jsou ovlivněny počáteční koncentrací dusíku a ligninu, a dokonce i poměrem C:N přítomným v těchto tkáních (Melillo *et al.*, 1982; Taylor *et al.*, 1989). Vysoké koncentrace ligninu však, zdá se, zpomalují rychlosti rozkladu rostlinných tkání, zatímco vysoké koncentrace dusíku či nízký poměr C:N naopak rychlost rozkladu listového opadu zvyšují (Melillo *et al.*, 1982).

Fernandez a Koide (2014) svými experimenty skutečně dokázali, že koncentrace dusíku pozitivně ovlivňuje rozklad ektomykorhizních houbových tkání. Tyto výsledky jsou tak i v souladu s dřívějším pozorováním, že nedostatek dusíku snižuje růst i biomasu mikrobiálních rozkladačů (Schimel & Weintraub, 2003). Koncentrace dusíku pravděpodobně nejsou jediným faktorem ovlivňujícím rychlost rozkladu mykorhizních tkání. Ve studii Koide a Malcolm (2009) se ektomykorhizní houba *Scleroderma citrinum* i přes svou vysokou koncentraci dusíku

přítomnou ve tkáních poměrně pomalu rozkládala, což autoři považují za důsledek její hydrofobnosti, která snižuje smáčivost povrchu a tím i dostupnost mikroorganismů k těmto tkáním (Lützow *et al.*, 2006).

### 3.2 Chitin

Chitin (polymer molekul N-acetyl-D-glukosaminu, spojených  $\beta$ -glykosidickými vazbami) je základní složkou buněčných stěn hub. Obsahuje množství atomů dusíku, které mohou významně ovlivnit rozložitelnost této sloučeniny. Je to hojný polysacharid, strukturně i funkčně podobný celulóze (Swift *et al.*, 1979). V buněčných stěnách hub se však nevyskytuje sám, je zde v komplexu s dalšími složkami – s polysacharidy a proteiny (Swift *et al.*, 1979; Fernandez & Koide, 2012). Chitin rozkládají enzymy chitinázy hydrolyzující jeho glykosidické vazby. Chitinázy jsou pro rostliny velmi důležité, účastní se například obranné reakce rostlin proti patogenním houbám (Gryndler *et al.*, 2004).

Dlouho nebylo známo, jak rychle se chitin rozkládá v buněčných stěnách mykorhizních hub a nebylo tedy ani jasno, jakým způsobem přítomnost chitinu ovlivňuje rozložitelnost kolonizovaných kořenů. Langley a Hungate (2003) navrhli, že přítomnost chitinu v houbových tkáních mykorhizních kořenů způsobuje nižší rozložitelnost těchto kořenů. Snížené rychlosti rozkladu se pak projeví především u kořenů, které jsou kolonizovány větším množstvím houbových tkání a tudíž i koncentrace chitinu jsou zde vyšší.

Dlouho však nebyla rozložitelnost chitinu dokázána experimentálně. Fernandez a Koide (2012) proto provedli dva výzkumy, jejichž cílem bylo určit rychlost rozkladu chitinu v ektomykorhizních houbových tkáních a určit vztah, který mají počáteční koncentrace chitinu v těchto tkáních na rychlost jejich rozkladu. Zjistili, že čím vyšší koncentrace chitinu v houbových tkáních detekovali, tím rychleji se tyto tkáně rozkládaly. Zdá se tedy, že chitinová koncentrace hraje při rozkladu mykorhizního opadu skutečně velkou roli, avšak opačnou, nežli předpokládali Langley a Hungate (2003).

Vyšší rozkladové rychlosti spojené s vyššími koncentracemi chitinu mohou souviset s množstvím dusíku, který se nachází v této sloučenině (Fernandez & Koide, 2012). Během rozkladu mykorhizních tkání navíc došlo ke značnému poklesu v koncentracích chitinu. Fernandez a Koide (2012) z toho tedy usuzují, že chitin není odolnější sloučeninou nežli ostatní složky přítomné v houbových tkáních. Rozdílné koncentrace chitinu mezi různými ektomykorhizními houbami tak mohou způsobit rozdílnou úlohu těchto hub jako zdroje dusíku v ekosystémech (Fernandez & Koide, 2012).

Již dříve Trofymow *et al.* (1983) navrhli, že chitin je labilní sloučenina, schopná rychlejšího rozkladu nežli celulóza přítomná v buněčných stěnách rostlin, která dusík

neobsahuje. Chitin je tedy rozložen především jako zdroj dusíku a teprve později i jako zdroj uhlíku pro mikrobiální společenstva (Zeglin *et al.*, 2013).

Zdá se tak, že rozklad jemných kořenů není zpomalen přítomností chitinu v buněčných stěnách hub kolonizujících tyto kořeny (Fernandez & Koide, 2012). I nadále jsou však zapotřebí další studie, především dlouhodobého charakteru, které potvrdí či naopak vyloučí malou odolnost chitinu vůči rozkladu a pomohou nám tak lépe pochopit, jak mykorhizní houby ovlivňují svou kolonizací rozložitelnost jemných kořenů.

### 3.3 Melanin

Dalším faktorem ovlivňujícím rychlost rozkladu kolonizovaných jemných kořenů může být melanin, který se nachází v buněčných stěnách hub. Melaniny jsou pigmenty s vysokou molekulovou hmotností a obvykle s tmavým – hnědým až černým – zabarvením (Jacobson, 2000). Mají složitou chemickou strukturu skládající se z různých typů indolových a fenolických monomerů (Henson *et al.*, 1999).

Melaniny se nachází u různých organismů – u bakterií, zvířat či u rostlin (Butler & Day, 1998a); u hub nejsou melaniny pouze v buněčných stěnách mycelia, ale můžeme je nalézt i v buněčných stěnách plodnic, sporů či sklerocií (Butler & Day, 1998b). Melaniny jsou u hub velice často v komplexu s bílkovinami či sacharidy (Butler & Day, 1998a).

Melaniny nejsou nezbytně nutné pro růst a vývoj organismů, ale poskytují svým nositelům konkurenční výhodu (Bell & Wheeler, 1986), a to zejména ochranou před nejrůznějšími faktory prostředí (Nosanchuk & Casadevall, 2003). V rostlinných patogenních houbách hrají melaniny například důležitou roli při vázání a inaktivaci toxických molekul, které se nacházejí v rostlinách, jež napadají (Butler & Day, 1998a). Singaravelan *et al.* (2008) dokázali, že koncentrace melaninu v houbách reaguje na množství UV záření. Melanin tak chrání houbové tkáně proti poškození, hraje však i důležitou roli například při ochraně hub před vodním stresem (Fernandez & Koide, 2013).

Melaniny jsou odolné vůči rozkladu (Kuo & Alexander, 1967). Na rozložení jejich aromatických monomerů, ze kterých jsou složeny, jsou zapotřebí oxidační enzymy (Fernandez & Koide, 2014). Použití inhibitoru biosyntézy melaninu způsobí zřetelné snížení koncentrace melaninu v buněčných stěnách hub, což vede ke ztenčení těchto buněčných stěn a k celkovému zesvětlení houbových tkání (Fernandez & Koide, 2013).

Díky své vysoké odolnosti a špatné rozložitelnosti snižuje melanin kvalitu celého mykorhizního opadu a potlačuje i rozklad méně odolných složek, které jsou přítomny v buněčných stěnách hub (Clemmensen *et al.*, 2015; Fernandez & Koide, 2014). Bull (1970) dokonce prokázal, že melanin je schopen inhibovat extracelulární enzymy, které se účastní rozkladu sloučenin nacházejících se v buněčné stěně hub.

Houby mohou produkovat čtyři druhy melaninu, které se od sebe odlišují svou biosyntetickou drahou (Butler & Day, 1998a). Typ melaninu však pravděpodobně nehraje významnou roli v rozdílných rychlostech rozkladu mykorrhizních tkání, avšak je ještě nutno to experimentálně dokázat (Fernandez & Koide, 2014). Mnohem důležitějším ukazatelem rychlosti rozkladu jsou pravděpodobně koncentrace melaninu v buněčných stěnách.

Ani tyto melaninové koncentrace však nemusí vždy sehrát hlavní roli při určování rychlosti rozkladu. Ve studii Koide a Malcolm (2009) se *Lactarius chysorrhoeus*, která obsahuje nižší koncentrace melaninu, rozkládala pomaleji nežli *Rozites carpeta* s vyššími koncentracemi melaninu. Rychlosti rozkladu těchto dvou druhů hub byly ale dobře vysvětleny rozdílnými koncentracemi dusíku přítomnými v jejich tkáních.

### 3.3.1 Vysoce melanizovaná ektomykorrhizní houba *Cenococcum geophilum*

*Cenococcum geophilum* je ektomykorrhizní houba s globálním rozšířením dominující v mnohých houbových společenstvech a schopná kolonizovat až stovky různých druhů dřevin (Trappe, 1962). Je velice hojná, její relativní abundance dosahuje až 97 % (Trocha *et al.*, 2012). Velké rozšíření *C. geophilum* v nejrůznějších houbových společenstvech je pozoruhodné zejména proto, že tato ektomykorrhizní houba nemá žádný dosud známý disperzní mechanismus, který by jí v expanzi pomáhal (Dickie, 2007).

*C. geophilum* je znám především díky své snadné manipulaci a izolaci, a tak je častým objektem nejrůznějších výzkumů (Douhan & Rizzo, 2005). V posledních letech je v centru vědeckého zájmu zejména kvůli ukládání odolného polymeru, melaninu (Qian *et al.*, 1998), do buněčných stěn svých hyf, díky čemuž jsou tkáně této ektomykorrhizní houby odolné vůči rozkladu (Fernandez *et al.*, 2013).

Qian *et al.* (1998) provedli experiment, ve kterém zjistili, že většina ektomykorrhiz *C. geophilum* nalezená v půdě je mrtvá. Fernandez *et al.* (2013) se snažili dlouhodobé přetrvání těchto ektomykorrhizních tkání v půdě vysvětlit jejich vysokou odolností vůči rozkladu a pokusili se své tvrzení podpořit experimentem. Zjistili, že ektomykorrhizy tvořené *C. geophilum*, přetrvávaly v půdě 4-5 krát delší dobu nežli ektomykorrhizy ostatních zkoumaných hub, které tak melanizovány nebyly.

Již v dřívější studii bylo prokázáno, že pletiva *C. geophilum* se rozkládají velice pomalu (Koide & Malcolm, 2009). V souladu s výše uvedenými pozorováními Štursová *et al.* (2014) rovněž v lesním ekosystému, který byl zasažen disturbancí způsobenou hmyzem, našli i několik let po kůrovcové kalamitě sekvence patřící *C. geophilum*, ačkoliv většina ektomykorrhizních hub po disturbanci společně s jejich rostlinnými hostiteli vymizela. Domnívali se, že je to způsobeno dlouhou životností sklerocií této ektomykorrhizní houby.

Fernandez *et al.* (2013) navíc potvrdili dřívější pozorování (Qian *et al.*, 1998), že většina ektomykorhiz *C. geophilum*, která byla nalezena v půdě, je mrtvá. Důkazem je i odlišná sezónnost *C. geophilum* a ostatních ektomykorhizních hub. Tkáně *C. geophilum* byly nejvíce vitální na podzim, zatímco tkáně ostatních sledovaných ektomykorhizních hub byly nejvíce vitální na jaře (Fernandez *et al.*, 2013).

Bylo navrženo, že melanin ovlivňuje rozložitelnost houbových tkání podobným způsobem, jako lignin ovlivňuje rozklad tkání rostlinných (Fernandez *et al.*, 2013). Manganové peroxidázy účinně rozkládající lignin, jsou schopny také rozložit i přirozeně se vyskytující melaniny hub (Butler & Day, 1998b). Již dříve Malik a Haider (1982) prokázali, že rychlost rozkladu melaninu přítomného v houbových tkáních je nižší nežli rychlosti, při kterých se rozkládají ostatní složky buněčné stěny hub. Na základě těchto experimentů bylo navrženo, že koncentrace dusíku a koncentrace melaninu v houbových tkáních jsou nejdůležitějšími faktory, které ovlivňují rychlost rozkladu mykorhizního opadu (Fernandez & Koide, 2014).

To znamená, že nejen *C. geophilum*, ale i ostatní vysoce melanizované mykorhizní houby by mohly značně ovlivňovat koloběh živin v ekosystémech, jelikož jsou díky vysoké odolnosti svých tkání vůči rozkladu schopné sekvestrovat v půdě množství uhlíku i dalších živin.

## **4. EXPERIMENTY ZKOUMAJÍCÍ RYCHLOSTI ROZKLADU MYKORHIZNÍCH HUB A JEMNÝCH KOŘENŮ**

Jak již bylo zmíněno, houbové tkáně se vyznačují jiným chemickým složením nežli tkáně rostlinné (Langley & Hungate, 2003). Svým specifickým chemickým složením tak mohou mykorhizní houby ovlivňovat rychlost rozkladu kolonizovaných jemných kořenů, ať už zvýšením jejich dekompozičních rychlostí (Fernandez & Koide, 2012; Fernandez & Koide, 2014), či naopak jejich snížením (Fernandez *et al.*, 2013).

Pozornost vědců se tak v posledních letech zaměřuje na srovnání rychlostí rozkladu tkání mykorhizních hub a kolonizovaných i nekolonizovaných jemných kořenů. Výsledky plynoucí z těchto experimentů nám pomáhají odhalit, jaký vliv mají na rychlosti rozkladu jemných kořenů mykorhizní houby, které je kolonizují, a jak tato kolonizace mění biogeochemické cykly.

### **4.1 Srovnání rychlostí rozkladu mykorhizních hub a jemných kořenů**

Různé typy mykorhiz se liší ve svých funkcích, v morfologii i ve způsobu, jakým kolonizují hostitelské rostliny. Ektomykorhizní houby mají hyfy s poměrně silnými buněčnými stěnami a ve srovnání s arbuskulárními mykorhizními houbami jsou silněji pigmentované (Langley & Hungate, 2003). Podle Langley a Hungate (2003) jsou tak ektomykorhizní houby

odolnější vůči dekompozici nežli arbuskulární mykorhizní houby, což by mohlo vysvětlit i odlišné koloběhy uhlíku v různých ekosystémech.

V experimentu provedeném Koide *et al.* (2011) se však ektomykorhizní houbové tkáně rozkládaly podstatně rychleji (v průměru 2,8 krát rychleji) nežli jemné kořeny stromu *Pinus resinosa*. Autory této studie byly navrženy dvě možné příčiny vysvětlující rozdílné rozkladové rychlosti mezi ektomykorhizními houbovými tkáněmi a jemnými kořeny dřevin.

Prvním možným důvodem může být větší plocha biomasy ektomykorhizního mycelia ve srovnání s plochou studovaných jemných kořenů. Druhá příčina, která by mohla způsobovat odlišné rychlosti dekompozice houbových a kořenových tkání, může být v jejich rozdílném chemickém složení.

Například koncentrace dusíku ve tkáních ektomykorhizních hub jsou mnohem vyšší nežli koncentrace dusíku v jemných kořenech (Koide *et al.*, 2011; Langley & Hungate, 2003). Již dříve bylo dokázáno, že množství dusíku pozitivně ovlivňuje rychlost rozkladu opadu (Melillo *et al.*, 1982), a tak dusík může být označen jako jedna z příčin odlišných rozkladových rychlostí. Odlišné koncentrace dusíku však nedokáží vysvětlit veškeré rozdíly v dekompozičních rychlostech (Koide *et al.*, 2011).

## **4.2 Srovnání rychlostí rozkladu jemných kořenů kolonizovaných a nekolonizovaných mykorhizními houbami**

Langley a Hungate (2003) navrhli, že ektomykorhizní houby kolonizací jemných kořenů zmenšují povrch rostlinné tkáně, která je k dispozici rozkladačům, a jsou tak schopné snížit rychlosti dekompozice ektomykorhizních tkání. Ektomykorhizní kořeny jsou tvořeny z 20-40 % houbovými tkáněmi, které tak mohou svým chemickým složením silně ovlivňovat rozklad těchto kolonizovaných kořenů (Hobbie, 2006). Bylo navrženo, že arbuskulární mykorhizní symbióza naproti tomu rozklad jemných kořenů příliš neovlivňuje, zejména díky architektuře jemných kořenů, která není kolonizací příliš pozměněna (Langley & Hungate, 2003).

Dle experimentu Koide *et al.* (2011), ve kterém byly srovnávány rychlosti rozkladu ektomykorhizních tkání a jemných kořenů, se dá však předpokládat, že kořeny kolonizované ektomykorhizními houbami se budou rozkládat rychleji nežli kořeny, které kolonizovány nejsou. Koide *et al.* (2011) tedy provedli další experiment. Kořeny kolonizované ektomykorhizními houbami se v jejich studii rozkládaly stejně rychle (v jednom případě však dokonce rychleji) jako kořeny, které kolonizovány nebyly. Zvýšeným rychlostem rozkladu kolonizovaných jemných kořenů nasvědčují i sledované poměry C:N, které u ektomykorhizních kořenů dosáhly hodnoty 29, zatímco u kořenů, jenž kolonizovány nebyly, se poměr C:N ustálil na hodnotě 66 (Langley *et al.*, 2006).

Langley a Hungate (2003) navrhuje, že i sezónnost mykorhizních hub může hrát významnou úlohu v rozkladných procesech kolonizovaných jemných kořenů. Ve svém experimentu zjistili, že ektomykorhizní kořeny se rozkládaly rychleji nežli kořeny, které kolonizovány nebyly. K těmto rozkladům však došlo v zimě, ve vlhčím období, kdy jsou rychlosti rozkladu obecně vyšší (Swift *et al.*, 1979). Naopak v teplejším a sušším období se zkoumané nekolonizované jemné kořeny rozkládaly rychleji nežli ektomykorhizní kořeny (Langley & Hungate, 2003).

Studie Langley *et al.* (2006) vykazuje stejný efekt kolonizace ektomykorhizními houbami. Kořeny, které kolonizovány nebyly, se rozkládaly rychleji nežli kořeny kolonizované ektomykorhizními houbami. Tento pokles v rychlosti rozkladu u ektomykorhizních kořenů dosahoval dokonce 65 %. Koide *et al.* (2011) se domnívají, že rozpory mezi jejich studií a studií Langley *et al.* (2006) mohou být vysvětleny odlišným chemickým složením zapojených ektomykorhizních hub, například odlišným poměrem C:N. Chemické složení jednotlivých mykorhizních houbových druhů tak hraje při určování vlivu kolonizace na rychlost rozkladu jemných kořenů pravděpodobně opravdu jednu z nejdůležitějších rolí.

## 5. MYKORHIZNÍ HOUBY JAKO ROZKLADAČI ORGANICKÉ HMOTY

V genomech ektomykorhizních hub se nachází až několik tisíců genů, přičemž funkci většiny těchto genů doposud neznáme (Gryndler *et al.*, 2004). Uvádí se, že počet genů v haploidním genomu basidiomycetní houby *Paxillus involutus*, která tvoří ektomykorhizní symbiózu s mnoha lesními stromy, se pohybuje okolo 7700 (Le Quéré *et al.*, 2002).

Genetický materiál mykorhizních hub nás zajímá zejména proto, abychom mohli lépe charakterizovat studované izoláty, sledovat jejich variabilitu i rychlost změn, které v genomu probíhají. Díky tomu si můžeme udělat i lepší představu o fylogenezi mykorhizních hub a o vývoji mykorhizní symbiózy.

Podle genové sekvence je buňka schopná vyrábět proteiny, které mohou mít rozmanité funkce – strukturní, zásobní, katalytickou či regulační. Právě proteiny s katalytickou funkcí, tzv. enzymy, jsou v posledních letech v případě mykorhizních hub často studovaným objektem. Jsou zkoumány rozdíly mezi enzymy vylučovanými saprotrofními houbami a mykorhizními houbami, a dle toho je odhadována schopnost mykorhizních hub podílet se na rozkladu půdní organické hmoty.

Mykorhizní houby byly dlouhou dobu považovány pouze za symbionty, kteří získávají organický uhlík od rostlin a svým myceliem ho dále předávají do půdy a podílí se významně na sekvestraci uhlíku v půdě. V posledních letech se naproti tomu ale hromadí důkazy potvrzující, že mykorhizní houby jsou také schopny přímo rozkládat organickou hmotu a podílet se tak



naopak na ztrátách podzemních zásobíšť uhlíku (Hawkins *et al.*, 2000; Read & Perez-Moreno, 2003; Taylor, Gebauer & Read, 2004).

Ektomykorhizní houby se vyvinuly několikrát během posledních 130-180 milionů let ze saprotrófních hub (Hibbett *et al.*, 2000) a je tak pravděpodobné, že si stále zanechaly určitou schopnost rozkládat složky organického opadu pomocí jejich enzymatické výbavy a že u nich existuje možné přepnutí ze symbiotického způsobu života na saprotrófní způsob života (Gryndler *et al.*, 2004). Bylo navrženo, že mykorhizní houby v důsledku příjmu uhlíku prostřednictvím hostitelských rostlin rozkládají složité organické sloučeniny na menší molekuly, které mohou být následně zdrojem dusíku a fosforu nejen pro mykorhizní houby, ale i pro ostatní půdní organismy (Courty *et al.*, 2010; Lindahl & Tunlid, 2015).

## **5.1 Hypotetické mechanismy rozkladu organické hmoty mykorhizními houbami**

Talbot *et al.* (2008) navrhuje, že hlavním faktorem určujícím rozklad půdní organické hmoty mykorhizními organismy, je fyziologie a fungování jejich hostitelských rostlin. Představil tři hypotézy, které vysvětlují, proč mykorhizní houby rozkládají půdní organickou hmotu, ač mají díky svým symbiontům přístup k organickým látkám.

První možnou příčinou je nedostatek fotosyntátů, které hostitelské rostliny přinášejí mykorhizním houbám, způsobený sníženou rychlostí fotosyntézy (například během zvýšené oblačnosti či rostlinné dormance). Mykorhizní houby jsou tak nuceny rozkládat půdní organickou hmotu jako alternativní zdroj uhlíku. Tento předpoklad skutečně podporuje studie Mosca *et al.* (2007), v níž ektomykorhizní houby produkovaly větší množství extracelulárních enzymů v zimních měsících. Nižší přídělí fotosyntátů mykorhizním houbám mohou však souviset i s prostředím, ve kterém se tyto organismy nacházejí. Pokud je půda bohatá na živiny a tyto živiny jsou snadno dostupné rostlinám, není taková potřeba kolonizace kořenů mykorhizními houbami.

Druhou příčinou, proč se mykorhizní houby podílí na rozkladu půdního uhlíku, je fakt, že mykorhizní houby dobývají složité organické molekuly, aby získaly živiny, např. ve formě aminokyselin, a tím usnadňují ztrátu půdní organické hmoty, která je bohatá na živiny. To je v souladu s dřívějšími pozorováními, ve kterých bylo zjištěno, že ektomykorhizní a erikoidní mykorhizní houby se nacházejí především v takových zeměpisných šířkách, které jsou obecně charakterizovány vyšším obsahem půdní organické hmoty, jako jsou temperátní, boreální či arktické oblasti (Read, 1991).

Třetí hypotéza hovoří o dostatečném příjmu uhlíku z hostitelských rostlin mykorhizními houbami, které tak mohou tyto dostatečné zásoby využívat na svůj růst a aktivitu a například na

stavbu extramatrikálních hyf (Smith & Read, 2010) a jejich prostřednictvím se tak dostat do takových částí půdy, kam se klasické saprotrófní organismy nedostanou (Talbot *et al.*, 2008).

Talbot *et al.*, (2008) se domnívají, že pokud mykorrhizní houby rozkládají půdní organickou hmotu jednou z výše uvedených hypotéz, nesmírně tím ovlivňují půdní cyklus uhlíku v ekosystémech. Zdá se tak, že symbiotický vztah mezi mykorrhizními houbami a jejich hostitelskými rostlinami má dalekosáhlé důsledky pro fungování a charakter jednotlivých ekosystémů.

## 5.2 Enzymy degradující rostlinnou buněčnou stěnu

Enzymy degradující rostlinnou buněčnou stěnu, PCWDE (plant cell wall-degrading enzymes), hrají významnou úlohu v životě hub a jsou spojeny především se saprotrófním způsobem života (Choi *et al.*, 2013), nacházejí se však i u mykorrhizních hub (Kohler *et al.*, 2015). Bylo zjištěno, že ektomykorrhizní a arbuskulární mykorrhizní houby mají dvakrát méně enzymů, které se zaměřují na rozklad rostlinné buněčné stěny, ve srovnání se saprotrófními mikroorganismy (Martin *et al.*, 2008; Martin *et al.*, 2010; Tisserant *et al.*, 2013; Kohler *et al.*, 2015).

Houby hnědé hniloby, které nejsou schopny rozkládat lignin, ale selektivně rozkládají celulózu, měly podobné množství genových kopií PCWDE jako studované ektomykorrhizní houby (Kohler *et al.*, 2015). Evoluce ektomykorrhizních hub je tak velice podobná evoluci hub hnědé hniloby.

V ektomykorrhizních kořenových špičkách je exprimováno hned několik různých typů PCWDE. V experimentech s několika druhy ektomykorrhizních hub došlo k expresi enzymů GH28, GH88 a CE8, které rozkládají pektin; enzymu GH30 rozkládajícího hemicelulózu; a enzymů GH5\_5 a LPMO rozkládající celulózu (Kohler *et al.*, 2015). Tyto enzymy pomáhají ektomykorrhizním houbám změnit buněčné stěny rostlin při kolonizaci – účastní se například rozpadu střední lamely a doprovází vznik Hartigovy sítě (Peter *et al.*, 2016). Enzymy degradující buněčnou stěnu rostlin však mohou některým ektomykorrhizním houbám usnadnit i návrat k saprotrófi (Hibbett *et al.*, 2000).

Houbové druhy zprostředkující orchideoidní a erikoidní mykorrhizní symbiózu naproti tomu exprimují velké množství PCWDE, což využívají při svém pronikání přímo do buněk hostitele (Kohler *et al.*, 2015; Lahrman *et al.*, 2015). Tyto studie jsou v souladu s všeobecným poznatkem, že orchideoidní mykorrhizní houby mají schopnost saprotrófního růstu díky velkému množství hydrolytických enzymů, které jim umožňují využívat jako zdroj uhlíku mnoho různých druhů organických látek (Gryndler *et al.*, 2004).

### 5.3 Konkurence mezi saprotrófními organismy a mykorrhizními houbami

Obecně se předpokládá, že ekosystémy, v nichž dominují ektomykorrhizní a erikoidní mykorrhizní houby, ukládají do půdy větší množství uhlíku nežli ekosystémy, ve kterých převládají houby zprostředkující arbuskulární mykorrhizní symbiózu (Averill *et al.*, 2014). Je to dáno schopností ektomykorrhizních a erikoidních mykorrhizních hub získávat z půdní hmoty organické formy dusíku (Read & Perez-Moreno, 2003), například ve formě aminokyselin, které jsou důležitým organickým zásobníkem v mnoha půdách na celém světě (Chalot *et al.*, 2002). Množství dusíku v půdě následně klesá a snižuje celkovou rychlost rozkladu půdního opadu saprotrófními organismy. Zdá se tak, že konkurence mezi saprotrófními organismy a mykorrhizními houbami je dalším důležitým faktorem ovlivňujícím rychlost rozkladu kořenů.

V kořenovém opadu se nachází organické formy dusíku, fosforu a síry, které jsou rozkladnými procesy přeměňovány do minerálních forem, jež pak mohou být přímo využity rostlinami (Swift *et al.*, 1979). Půdní mikroorganismy včetně mykorrhizních hub a saprotrófních organismů byly dlouhou dobu považovány za jednu funkční skupinu, ač hrají v půdě poněkud odlišné role (Lindahl *et al.*, 2007). Saprotrófní organismy pomocí svých enzymů hydrolyzují složky opadu – mrtvou organickou hmotu – a získávají z ní energii (Koide & Wu, 2003). Mezi nejdůležitější faktory ovlivňující aktivitu saprotrófních organismů, a tím tedy i rychlosti rozkladu opadu, patří teplota, vlhkost a složení opadu (Swift *et al.*, 1979). Ostatní organismy (včetně mykorrhizních hub) nacházející se v půdě se saprotrófními organismy interagují a ovlivňují tak nepřímo rychlosti rozkladu opadu (Koide & Wu, 2003).

#### 5.3.1 Prostorové oddělení společenstva mykorrhizních hub a saprotrófních hub

Půda je nehomogenním prostředím, ve kterém jsou nepravidelně rozmístěné částice s různými vlastnostmi. Je vrstevnatá a tvoří půdní profil, což je několik na sobě ležících vzájemně odlišných vrstev – tzv. horizontů. Kořeny rostlin a s nimi asociované mykorrhizní houby jsou díky této nehomogenosti nepravidelně rozmístěny v půdě. Svrchním horizontem bývá ve většině ekosystémů nadložní humus, obvykle se nacházející v lesních, stepních či kulturních půdách. V případě propustnosti se tento nadložní humus člení do tří skupin organických horizontů, které jsou označovány jako: L vrstva – vlastní opad, F vrstva – fermentační horizont a H vrstva – humusový horizont. Pod těmito organickými horizonty můžeme nalézt minerální horizonty, jež jsou následovány podpovrchovými horizonty vytvářenými zvětráváním a majícími jen nízký obsah organických látek.

Většina houbové biomasy nacházející se pod opadovou vrstvou, patří mykorrhizním houbám (Lindahl *et al.*, 2007). Dle této studie také ve vrchních vrstvách opadu, ve kterých dominují saprotrófní houby, poměr C:N klesá v průběhu pozorování. Již dříve bylo pozorováno, že se poměr C:N při rozkladu saprotrófními organismy obvykle snižuje, a to kvůli uhlíku, který je

jimi spotřebováván v rámci respirace a uvolňován ve formě CO<sub>2</sub>; naopak dusík je v opadu zadržen (Lindahl *et al.*, 2002).

Naproti tomu v půdních vrstvách obsazených mykorhizními houbami dochází se zvyšujícím se stářím organické hmoty k rostoucím hodnotám poměru C:N, a to díky dusíku, který se dostává skrz mykorhizní symbiózu k hostitelským rostlinám (Lindahl *et al.*, 2007). Konkurence o živiny mezi mykorhizními houbami a saprotrófními houbami tak vede k tomuto prostorovému oddělení do dvou subspolečenstev (Gadgil & Gadgil, 1971) a může vést i ke snížení rychlostí rozkladu opadu (Gadgil & Gadgil, 1975).

Ve srovnání se saprotrófními houbami, mykorhizní houby rozkládají opad pomaleji (Colpaert & Van Tichelen, 1996). V průběhu času se však saprotrófní organismy v horní vrstvě půdy stávají méně konkurenceschopné v důsledku vyčerpání energie ze substrátu a snižujícího se poměru C:N, a tak jsou nahrazeny mykorhizními houbami, které zaujmou tyto živiny pro sebe a své hostitele, protože nejsou závislé na energii získávané z organické hmoty (Lindahl *et al.*, 2007).

Saprotrófní mikroorganismy a ektomykorhizní houby nemusí soutěžit pouze o živiny, ale například i o vodu, kterou ektomykorhizní houby spolu se svými hostitelskými rostlinami odčerpávají z půdy (Koide & Wu, 2003). Zvýšení hustoty ektomykorhizních hub vede ke snížení obsahu vody v půdě (Koide & Wu, 2003), což má za následek omezenou aktivitu saprotrófních mikroorganismů a tím i nižší rychlosti rozkladu opadu (Swift *et al.*, 1979). Omezení rozkladových rychlostí však závisí na počasí. Ve vlhčích obdobích není ztráta obsahu vody v půdě pro saprotrófní organismy takovým problémem (Koide & Wu, 2003).

Někteří autoři (např. Entry *et al.*, 1991; Zhu & Ehrenfeld, 1996) naproti tomu uvádějí, že mykorhizní houby pozitivně působí na rychlosti rozkladu. Tento rozpor je vysvětlen tím, že pozitivní efekty mykorhizních hub na rozklad jsou možné pouze ve vlhčích obdobích, kdy činnost saprotrófních mikroorganismů nemůže být omezena nedostatkem vody (Koide & Wu, 2003).

Saprotrófní houby mohou mít na mykorhizní houby rovněž negativní efekt, a to například zhoršováním rozvoje mykorhizní kolonizace (Shaw *et al.*, 1995; Gryndler *et al.*, 2004). Látky vyměňované mezi mykorhizními houbami a jejich rostlinnými hostiteli jsou závislé na neporušených translokačních drahách, které zahrnují fotosyntetizující listy, kořeny rostlin a mykorhizní mycelia. Disturbance, které vedou k narušení těchto translokačních drah, změni složení půdního společenstva, v němž se na úkor ektomykorhizních hub objeví značné množství oportunistických saprotrófních organismů (Yarwood *et al.*, 2009; Lindahl *et al.*, 2010).

Míra rozkladu opadu ovlivňuje rychlosti, při kterých probíhají cykly živin v ekosystémech (Fernandez & Koide, 2012). Složení společenstva půdních mikroorganismů, vzájemné interakce mezi členy tohoto společenstva a jeho změny vyvolané disturbancemi by tak

měly být předmětem dalších studií, jelikož nám pomáhají lépe pochopit rozdílné rychlosti rozkladu podzemního opadu v jednotlivých ekosystémech i faktory, které tyto změny řídí.

## 6. MYKORHIZNÍ HOUBY A JEJICH VÝZNAM V SEKVESTRACI UHLÍKU

Nejen antropogenní činností zahrnující odlesňování, spalování fosilních paliv, urbanizaci a přeměnu přirozených půd na půdu zemědělskou se neustále zvyšuje koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře (Vitousek *et al.*, 1997). Zvýšené koncentrace tohoto plynu způsobují nechvalně proslulý skleníkový efekt, který vede ke globálnímu oteplování (Gryndler *et al.*, 2004). Půda je obrovským zásobníkem uhlíku (několikanásobně překračuje množství uhlíku v atmosférickém i biotickém zásobníku dohromady), přičemž z těchto půdních zásob zhruba 1550 gigatun náleží organickému uhlíku a 950 gigatun anorganickému uhlíku (Lal, 2004).

Clemmensen *et al.* (2013) zjistili, že nejméně polovina uhlíku uloženého do půdní organické hmoty v boreálních lesních ekosystémech pochází z kořenů či z hub. Mykorhizní houby od svých hostitelských rostlin totiž získávají značné množství uhlíku, který ukládají do svých tkání (Wallander *et al.*, 2004). Například ektomykorhizním houbám je v jehličnatých lesích přiděleno až 21 % uhlíku z čisté primární produkce (Hobbie, 2006). V jehličnatých lesích v severozápadní části USA je dokonce okolo 73 % primární produkce dřevin investováno do růstu a udržování kořenů a mykorhiz (Fogel & Hunt, 1983), což představuje obrovské zásoby uhlíku, které mohou být sekvestrovány v půdě. Tyto znalosti se dají využít ve snahách o snížení koncentrace atmosférického CO<sub>2</sub> (Batjes, 1998).

Sekvestrace uhlíku snižuje koncentraci atmosférického CO<sub>2</sub>, který je skladován v půdě ve formě nejrůznějších organických látek – sacharidů, proteinů, nukleových kyselin, chitinu či ve formě složitých fenolických molekul jako je lignin (Lal, 2004). Rozklad opadu však množství uhlíku sekvestrovaného v půdě snižuje, a tak pokud nastane jeden ze tří hypotetických mechanismů dle Talbot *et al.* (2008), mohou mykorhizní houby rozkladem organických látek snižovat množství uhlíku sekvestrovaného v půdě. Na druhé straně množství organické hmoty v půdě pozitivně ovlivňují mykorhizní houby, jejichž tkáně jsou odolné vůči rozkladu. Mykorhizní houby mohou mít na množství sekvestrovaného uhlíku pozitivní i negativní efekt a složení společenstva mykorhizních hub tak hraje důležitou roli při určování množství uhlíku, který může být v půdě sekvestrován (Koide & Malcolm, 2009).

Tato kapitola se proto věnuje i dalším možnostem, kterými mohou mykorhizní houby ovlivnit sekvestraci uhlíku, a nastiňuje i možný vliv globálních změn klimatu na mykorhizní symbiózu.

## 6.1 Agregace půdy

Agregace půdy je silně ovlivněna rostlinnými kořeny i jejich mykorhizními symbionty. Závisí především na hustotě kořenů a hyf na jednotku objemu a tedy i na exploračních typech houbových druhů ektomykorhizních hub (Rillig *et al.*, 2015). Částice půdy mohou být prostřednictvím mykorhizních hub a jemných kořenů agregovány a organický uhlík tak může být v těchto půdních agregátech vázán a stabilizován (Schmidt *et al.*, 2011). Větší hustota druhů exploračního typu se středně dlouhými hyfami tak může zvýšit množství uhlíku, které je v půdních agregátech chráněno před rozkladnými procesy (Fernandez & Kennedy, 2015).

Arbuskulární mykorhizní houby také mohou přispět ke stabilizaci půdních agregátů. Do půdy totiž vylučují glykoprotein glomalin (Wright & Upadhyaya, 1996), který tyto půdní agregáty rovněž stabilizuje (Wright *et al.*, 1996).

## 6.2 Kořenové exsudáty

Do půdy se dostává organická hmota nejen ve formě kořenů a houbových tkání, ale i ve formě kořenových exsudátů (Langley & Hungate, 2003). Rostlinné exsudáty ovlivňují růst rostlin i získávání živin a v půdě se nachází ve formě sacharidů, aminokyselin, organických kyselin či enzymů (Grayston *et al.*, 1997). Množství rostlinou vylučovaných exsudátů může být mykorhizní kolonizací zvýšeno, a to díky příznivému vlivu houbových kolonizátorů na rychlosti fotosyntetických reakcí (Langley & Hungate, 2003). Fotosyntáty se tak dostávají do půdy ve formě kořenových exsudátů či ve formě houbových tkání, které mohou být následně rozloženy heterotrofními organismy. Narůstající koncentrace CO<sub>2</sub> mohou zvýšit množství uhlíku, které je přiděleno hostitelskými rostlinami ektomykorhizním houbám, což může následně vést ke zpomalení cyklu uhlíku (Langley & Hungate, 2003). Další osud hyf a kořenových exsudátů v půdě však dosud zůstává neznámý.

## 6.3 Vliv globálních změn klimatu na mykorhizní symbiózu

Courty *et al.* (2010) navrhli, že globální změny klimatu mohou ovlivnit mykorhizní symbiózu na třech různých úrovních. Za prvé může dojít k ovlivnění hostitelské rostliny, a to jak zvyšujícími se koncentracemi CO<sub>2</sub>, tak i oteplováním. Zvýšená koncentrace CO<sub>2</sub> v atmosféře umožňuje rostlinám, aby mohly být kolonizovány mykorhizními morfotypy, které jsou náročné na množství uhlíku, jež od své hostitelské rostliny získávají. Konkurenční výhodu získávají mykorhizní houby s tlustým pláštěm a velkým množstvím rhizomorf (Godbold & Bernston, 1997). Zvýšenou koncentrací CO<sub>2</sub> také dochází ke snížení podílu jemných kořenů, které nejsou kolonizovány mykorhizními houbami (Godbold & Bernston, 1997). Různé mykorhizní morfotypy se pravděpodobně mezi sebou liší v požadavcích na množství uhlíku a konkurují tak mezi sebou (Saikkonen *et al.*, 1999).

Za druhé globální změny klimatu mohou ovlivnit rychlost fotosyntetických reakcí, důsledkem čehož dojde ke snížení nebo naopak zvýšení množství asimilátů, které jsou přidělovány mykorhizním symbiontům. A třetí ovlivnění se může týkat přímo houbového symbionta, například oteplováním nebo snížením dostupnosti vody. Všechny tyto faktory však obvykle působí společně a je tak těžké předem odhadnout, jaký dopad na ekosystém a na množství sekvestrovaného uhlíku v půdě budou mít.

## 7. ZÁVĚR

Díky své hojnosti a symbiotickému vztahu s rostlinami jsou mykorhizní houby často studovaným objektem. Důraz byl v minulosti kladen především na výhody, které hostitelským rostlinám přinášejí, a na možnosti, jak tyto pozitivní efekty mykorhizních hub využít. V posledních letech se však výzkum mykorhizních hub ubírá i jiným směrem. Je sledován vliv mykorhizních hub na dekompozici kolonizovaných kořenů a na schopnost podílet se na rozkladu půdní organické hmoty.

Kolonizací jemných kořenů totiž dochází zvláště u ektomykorhizních hub ke změně architektury kořene, který je obalen houbovou tkání mající jiné chemické složení nežli rostlinné tkáň. Mykorhizní houby svou kolonizací značně ovlivňují rychlosti, při kterých se jemné kořeny rozkládají. Stále se však diskutuje nad tím, zdali kolonizací jemných kořenů mykorhizní houby rozklad urychlují, či ho naopak zpomalují. Hlavní příčinou odlišných výsledků experimentů, které porovnávaly rychlosti rozkladu ektomykorhizních kořenů a nekolonizovaných kořenů, je tak pravděpodobně odlišné chemické složení zkoumaných ektomykorhizních hub.

Zatím byly stanoveny tři složky buněčných stěn hub, které mají na rychlost rozkladu jemných kořenů největší vliv – dusík, chitin a melanin. Dle většiny výzkumů se zatím zdá, že vyšší koncentrace dusíku i chitinu zvyšují rozkladové rychlosti kolonizovaných kořenů, zatímco s rostoucí koncentrací melaninu naopak rychlost dekompozice jemných kořenů klesá. Je však zapotřebí provést ještě více výzkumů převážně dlouhodobého charakteru, které tyto výsledky skutečně potvrdí.

Kromě vlivu, který mají mykorhizní houby na rozklad kolonizovaných kořenů, se stále více zkoumá i schopnost mykorhizních hub přímo se podílet na rozkladu půdní organické hmoty, a tím i kořenů. Mykorhizní houby si zanechaly poměrně širokou škálu enzymů podílejících se na rozkladu buněčných stěn rostlin. Jsou tak schopny získávat organické látky i přímo z půdy. Byly stanoveny celkem tři hypotézy vysvětlující, kdy se mykorhizní houby podílejí na rozkladu půdní organické hmoty. Mykorhizní houby jsou však schopny ovlivňovat rozklad kořenů i přes interakci se saprotrófními houbami, se kterými soupeří nejen o živiny, ale i o vodu, což dokazuje i prostorové oddělení mykorhizních hub a saprotrófních hub v půdě.

Výsledky experimentů, které se věnují mykorhizním houbám a jejich vlivu na rychlost rozkladu kořenů, mají velký význam. Na jejich základě totiž můžeme mimo jiné lépe pochopit cyklus uhlíku v půdě i schopnost mykorhizních hub podílet se na jeho sekvestraci. Kvůli neustále se zvyšujícím koncentracím CO<sub>2</sub> v atmosféře jsou možnosti, jak zvýšit množství uhlíku sekvestrovaného v půdě, pro nás velmi důležité.

## 8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Agerer, R. (2001). Exploration types of ectomycorrhizae. *Mycorrhiza*, 11(2), 107-114.
- Averill, C., Turner, B. L., & Finzi, A. C. (2014). Mycorrhiza-mediated competition between plants and decomposers drives soil carbon storage. *Nature*, 505(7484), 543-545.
- Batjes, N. H. (1998). Mitigation of atmospheric CO<sub>2</sub> concentrations by increased carbon sequestration in the soil. *Biology and fertility of soils*, 27(3), 230-235.
- Bell, A. A., & Wheeler, M. H. (1986). Biosynthesis and functions of fungal melanins. *Annual review of phytopathology*, 24(1), 411-451.
- Berg, B., & McClaugherty, C. (2008). Plant litter. *Decomposition, humus formation, carbon sequestration*. 2nd Ed Springer.
- Bull, A. T. (1970). Inhibition of polysaccharases by melanin: enzyme inhibition in relation to mycolysis. *Archives of Biochemistry and Biophysics*, 137(2), 345-356.
- Butler, M. J., & Day, A. W. (1998a). Fungal melanins: a review. *Canadian Journal of Microbiology*, 44(12), 1115-1136.
- Butler, M. J., & Day, A. W. (1998b). Destruction of fungal melanins by ligninases of *Phanerochaete chrysosporium* and other white rot fungi. *International journal of plant sciences*, 159(6), 989-995.
- Clemmensen, K. E., Bahr, A., Ovaskainen, O., Dahlberg, A., Ekblad, A., Wallander, H., Stenlid, J., Finlay, R.D., Wardle, D.A., & Lindahl, B. D. (2013). Roots and associated fungi drive long-term carbon sequestration in boreal forest. *Science*, 339(6127), 1615-1618.
- Clemmensen, K. E., Finlay, R. D., Dahlberg, A., Stenlid, J., Wardle, D. A., & Lindahl, B. D. (2015). Carbon sequestration is related to mycorrhizal fungal community shifts during long-term succession in boreal forests. *New Phytologist*, 205(4), 1525-1536.
- Colpaert, J. V., & Van Tichelen, K. K. (1996). Decomposition, nitrogen and phosphorus mineralization from beech leaf litter colonized by ectomycorrhizal or litter-decomposing basidiomycetes. *New Phytologist*, 134(1), 123-132.
- Colpaert, J. V., Van Laere, A., & van Assche, J. A. (1996). Carbon and nitrogen allocation in ectomycorrhizal and non-mycorrhizal *Pinus sylvestris* L. seedlings. *Tree Physiology*, 16(9), 787-793.
- Courty, P. E., Buée, M., Diedhiou, A. G., Frey-Klett, P., Le Tacon, F., Rineau, F., Turpault, M., Uroz, S., & Garbaye, J. (2010). The role of ectomycorrhizal communities in forest ecosystem processes: new perspectives and emerging concepts. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(5), 679-698.
- Dickie, I. A. (2007). Host preference, niches and fungal diversity. *New Phytologist*, 174(2), 230-233.



- Douhan, G. W., & Rizzo, D. M. (2005). Phylogenetic divergence in a local population of the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum*. *New Phytologist*, 166(1), 263-271.
- Entry, J. A., Rose, C. L., & Cromack, K. (1991). Litter decomposition and nutrient release in ectomycorrhizal mat soils of a Douglas fir ecosystem. *Soil Biology and Biochemistry*, 23(3), 285-290.
- Fernandez, C. W., & Kennedy, P. G. (2015). Moving beyond the black-box: fungal traits, community structure, and carbon sequestration in forest soils. *New Phytologist*, 205(4), 1378-1380.
- Fernandez, C. W., & Koide, R. T. (2012). The role of chitin in the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. *Ecology*, 93(1), 24-28.
- Fernandez, C. W., & Koide, R. T. (2013). The function of melanin in the ectomycorrhizal fungus *Cenococcum geophilum* under water stress. *Fungal Ecology*, 6(6), 479-486.
- Fernandez, C. W., & Koide, R. T. (2014). Initial melanin and nitrogen concentrations control the decomposition of ectomycorrhizal fungal litter. *Soil Biology and Biochemistry*, 77, 150-157.
- Fernandez, C. W., McCormack, M. L., Hill, J. M., Pritchard, S. G., & Koide, R. T. (2013). On the persistence of *Cenococcum geophilum* ectomycorrhizas and its implications for forest carbon and nutrient cycles. *Soil Biology and Biochemistry*, 65, 141-143.
- Fogel, R., & Hunt, G. (1983). Contribution of mycorrhizae and soil fungi to nutrient cycling in a Douglas-fir ecosystem. *Canadian Journal of Forest Research*, 13(2), 219-232.
- Gadgil, P. D., & Gadgil, R. L. (1975). *Suppression of litter decomposition by mycorrhizal roots of Pinus radiata*. New Zealand Forest Service.
- Gadgil, R. L., & Gadgil, P. D. (1971). Mycorrhiza and litter decomposition. *Nature*, 233(5315), 133-133.
- Godbold, D. L., & Berntson, G. M. (1997). Elevated atmospheric CO<sub>2</sub> concentration changes ectomycorrhizal morphotype assemblages in *Betula papyrifera*. *Tree Physiology*, 17(5), 347-350.
- Grayston, S. J., Vaughan, D., & Jones, D. (1997). Rhizosphere carbon flow in trees, in comparison with annual plants: the importance of root exudation and its impact on microbial activity and nutrient availability. *Applied soil ecology*, 5(1), 29-56.
- Gryndler, M., Baláž, M., Hršelová, H., Jansa, J., & Vosátka, M. (2004). *Mykorhizní symbióza: o soužití hub s kořeny rostlin*. Academia.
- Hättenschwiler, S., Tiunov, A. V., & Scheu, S. (2005). Biodiversity and litter decomposition in terrestrial ecosystems. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 36, 191-218.
- Hawkins, H. J., Johansen, A., & George, E. (2000). Uptake and transport of organic and inorganic nitrogen by arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 226(2), 275-285.
- Heal, O. W. (1997). Plant litter quality and decomposition: an historical overview. *Driven by Nature, Plant Litter Quality and Decomposition*.
- Henson, J. M., Butler, M. J., & Day, A. W. (1999). The dark side of the mycelium: melanins of phytopathogenic fungi. *Annual review of phytopathology*, 37(1), 447-471.
- Hibbett, D. S., Gilbert, L. B., & Donoghue, M. J. (2000). Evolutionary instability of ectomycorrhizal symbioses in basidiomycetes. *Nature*, 407(6803), 506-508.
- Hobbie, E. A. (2006). Carbon allocation to ectomycorrhizal fungi correlates with belowground allocation in culture studies. *Ecology*, 87(3), 563-569.

- Chalot, M., Javelle, A., Blaudez, D., Lambilliotte, R., Cooke, R., Sentenac, H., Wipf, D., & Botton, B. (2002). An update on nutrient transport processes in ectomycorrhizas. *Plant and Soil*, 244(1-2), 165-175.
- Choi, J., Kim, K. T., Jeon, J., & Lee, Y. H. (2013). Fungal plant cell wall-degrading enzyme database: a platform for comparative and evolutionary genomics in fungi and Oomycetes. *BMC genomics*, 14(5), S7.
- Jackson, R., Mooney, H. A., & Schulze, E. D. (1997). A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 94(14), 7362-7366.
- Jacobson, E. S. (2000). Pathogenic roles for fungal melanins. *Clinical microbiology reviews*, 13(4), 708-717.
- Johnson, N. C., Graham, J. H., & Smith, F. A. (1997). Functioning of mycorrhizal associations along the mutualism–parasitism continuum. *The New Phytologist*, 135(4), 575-585.
- King, J. S., Allen, H. L., Dougherty, P., & Strain, B. R. (1997). Decomposition of roots in loblolly pine: effects of nutrient and water availability and root size class on mass loss and nutrient dynamics. *Plant and Soil*, 195(1), 171-184.
- Kohler, A., Kuo, A., Nagy, L. G., Morin, E., Barry, K. W., Buscot, F., Canbäck, B., Choi, C., Cichocki, N., Clum, A., & Colpaert, J. (2015). Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature genetics*, 47(4), 410-415.
- Koide, R. T., & Malcolm, G. M. (2009). N concentration controls decomposition rates of different strains of ectomycorrhizal fungi. *Fungal Ecology*, 2(4), 197-202.
- Koide, R. T., & Wu, T. (2003). Ectomycorrhizas and retarded decomposition in a *Pinus resinosa* plantation. *New Phytologist*, 158(2), 401-407.
- Koide, R. T., Fernandez, C. W., & Peoples, M. S. (2011). Can ectomycorrhizal colonization of *Pinus resinosa* roots affect their decomposition?. *New Phytologist*, 191(2), 508-514.
- Kuo, M. J., & Alexander, M. (1967). Inhibition of the lysis of fungi by melanins. *Journal of Bacteriology*, 94(3), 624-629.
- Lahrmann, U., Strehmel, N., Langen, G., Frerigmann, H., Leson, L., Ding, Y., Scheel, D., Herklotz, S., Hilbert, M., & Zuccaro, A. (2015). Mutualistic root endophytism is not associated with the reduction of saprotrophic traits and requires a noncompromised plant innate immunity. *New Phytologist*, 207(3), 841-857.
- Lal, R. (2004). Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security. *science*, 304(5677), 1623-1627.
- Langley, J. A., & Hungate, B. A. (2003). Mycorrhizal controls on belowground litter quality. *Ecology*, 84(9), 2302-2312.
- Langley, J. A., Chapman, S. K., & Hungate, B. A. (2006). Ectomycorrhizal colonization slows root decomposition: the post-mortem fungal legacy. *Ecology Letters*, 9(8), 955-959.
- Le Quéré, A., Johansson, T., & Tunlid, A. (2002). Size and complexity of the nuclear genome of the ectomycorrhizal fungus *Paxillus involutus*. *Fungal Genetics and Biology*, 36(3), 234-241.

- Ligrone, R., & Lopes, C. (1989). Cytology and development of a mycorrhiza-like infection in the gametophyte of *Conocephalum conicum* (L.) Dum. (Marchantiales, Hepatophyta). *New Phytologist*, 111(3), 423-433.
- Lindahl, B. D., & Tunlid, A. (2015). Ectomycorrhizal fungi—potential organic matter decomposers, yet not saprotrophs. *New Phytologist*, 205(4), 1443-1447.
- Lindahl, B. D., De Boer, W., & Finlay, R. D. (2010). Disruption of root carbon transport into forest humus stimulates fungal opportunists at the expense of mycorrhizal fungi. *The ISME journal*, 4(7), 872-881.
- Lindahl, B. D., Ihrmark, K., Boberg, J., Trumbore, S. E., Högborg, P., Stenlid, J., & Finlay, R. D. (2007). Spatial separation of litter decomposition and mycorrhizal nitrogen uptake in a boreal forest. *New Phytologist*, 173(3), 611-620.
- Lindahl, B. O., Taylor, A. F., & Finlay, R. D. (2002). Defining nutritional constraints on carbon cycling in boreal forests—towards a less phytocentric perspective. *Plant and soil*, 242(1), 123-135.
- Lützow, M. V., Kögel-Knabner, I., Ekschmitt, K., Matzner, E., Guggenberger, G., Marschner, B., & Flessa, H. (2006). Stabilization of organic matter in temperate soils: mechanisms and their relevance under different soil conditions—a review. *European Journal of Soil Science*, 57(4), 426-445.
- Malik, K. A., & Haider, K. (1982). Decomposition of <sup>14</sup>C-labelled melanoid fungal residues in a marginally sodic soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 14(5), 457-460.
- Martin, F., Aerts, A., Ahrén, D., Brun, A., Danchin, E. G. J., Duchaussoy, F., Gibon, J., Kohler, A., Lindquist, E., Pereda, V., & Salamov, A. (2008). Symbiosis insights from the genome of the mycorrhizal basidiomycete *Laccaria bicolor*. *Nature*, 452, 88-92.
- Martin, F., Kohler, A., Murat, C., Balestrini, R., Coutinho, P. M., Jaillon, O., Montanini, B., Morin, E., Noel, B., Percudani, R., & Porcel, B. (2010). Périgord black truffle genome uncovers evolutionary origins and mechanisms of symbiosis. *Nature*, 464(7291), 1033-1038.
- Mejstřík, V. (1988). *Mykorrhizní symbiózy*. Academia.
- Melillo, J. M., Aber, J. D., & Muratore, J. F. (1982). Nitrogen and lignin control of hardwood leaf litter decomposition dynamics. *Ecology*, 63(3), 621-626.
- Mosca, E., Montecchio, L., Scattolin, L., & Garbaye, J. (2007). Enzymatic activities of three ectomycorrhizal types of *Quercus robur* L. in relation to tree decline and thinning. *Soil Biology and Biochemistry*, 39(11), 2897-2904.
- Nosanchuk, J. D., & Casadevall, A. (2003). The contribution of melanin to microbial pathogenesis. *Cellular microbiology*, 5(4), 203-223.
- Persson, H. (1978). Root dynamics in a young Scots pine stand in central Sweden. *Oikos*, 508-519.
- Peter, M., Kohler, A., Ohm, R. A., Kuo, A., Krützmann, J., Morin, E., Arend, M., Barry, K.W., Binder, M., Choi, C., Clum, A., Copeland, A., Grisel, N., Haridas, S., Kipfer, T., LaButti, K., Linquist, E., Lipzen, A., Maire, R., Meier, B., Mihaltcheva, S., Molinier, V., Murat, C., Pöggeler, S., Quandt, C.A., Sperisen, C., Tritt, A., Tisserant, E., Crous, P.W., Henrissat, B., Nehls, U., Egli, S., Spatafora, J.W., Grigoriev, I., & Martin, F.M. (2016). Ectomycorrhizal ecology is imprinted in the genome of the dominant symbiotic fungus *Cenococcum geophilum*. *Nature communications*, 7, 12662.
- Qian, X. M., Kottke, I., & Oberwinkler, F. (1998). Activity of different ectomycorrhizal types studied by vital fluorescence. *Plant and soil*, 199(1), 91-98.

- Read, D. J. (1991). Mycorrhizas in ecosystems. *Experientia*, 47(4), 376-391.
- Read, D. J., & Perez-Moreno, J. (2003). Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems—a journey towards relevance?. *New Phytologist*, 157(3), 475-492.
- Rillig, M. C., Aguilar-Trigueros, C. A., Bergmann, J., Verbruggen, E., Veresoglou, S. D., & Lehmann, A. (2015). Plant root and mycorrhizal fungal traits for understanding soil aggregation. *New Phytologist*, 205(4), 1385-1388.
- Saikkonen, K., Ahonen-Jonnarth, U., Markkola, A. M., Helander, M., Tuomi, J., Roitto, M., & Ranta, H. (1999). Defoliation and mycorrhizal symbiosis: a functional balance between carbon sources and below-ground sinks. *Ecology Letters*, 2(1), 19-26.
- Shaw, T. M., Dighton, J., & Sanders, F. E. (1995). Interactions between ectomycorrhizal and saprotrophic fungi on agar and in association with seedlings of lodgepole pine (*Pinus contorta*). *Mycological Research*, 99(2), 159-165.
- Schimel, J. P., & Weintraub, M. N. (2003). The implications of exoenzyme activity on microbial carbon and nitrogen limitation in soil: a theoretical model. *Soil Biology and Biochemistry*, 35(4), 549-563.
- Schmidt, M. W., Torn, M. S., Abiven, S., Dittmar, T., Guggenberger, G., Janssens, I. A., Kleber, M., Kögel-Knabner, I., Lehmann, J., Manning, D.A., & Nannipieri, P. (2011). Persistence of soil organic matter as an ecosystem property. *Nature*, 478(7367), 49-56.
- Schüßler, A., Schwarzott, D., & Walker, C. (2001). A new fungal phylum, the Glomeromycota: phylogeny and evolution\*\* Dedicated to Manfred Kluge (Technische Universität Darmstadt) on the occasion of his retirement. *Mycological research*, 105(12), 1413-1421.
- Silver, W. L., & Miya, R. K. (2001). Global patterns in root decomposition: comparisons of climate and litter quality effects. *Oecologia*, 129(3), 407-419.
- Singaravelan, N., Grishkan, I., Beharav, A., Wakamatsu, K., Ito, S., & Nevo, E. (2008). Adaptive melanin response of the soil fungus *Aspergillus niger* to UV radiation stress at “Evolution Canyon”, Mount Carmel, Israel. *PloS one*, 3(8), e2993.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2010). *Mycorrhizal symbiosis*. Academic press.
- Swift, M. J., Heal, O. W., & Anderson, J. M. (1979). *Decomposition in terrestrial ecosystems* (Vol. 5). Univ of California Press.
- Štursová, M., Šnajdr, J., Cajthaml, T., Bárta, J., Šantrůčková, H., & Baldrian, P. (2014). When the forest dies: the response of forest soil fungi to a bark beetle-induced tree dieback. *The ISME journal*, 8(9), 1920.
- Talbot, J. M., Allison, S. D., & Treseder, K. K. (2008). Decomposers in disguise: mycorrhizal fungi as regulators of soil C dynamics in ecosystems under global change. *Functional ecology*, 22(6), 955-963.
- Taylor, A. F., Gebauer, G., & Read, D. J. (2004). Uptake of nitrogen and carbon from double-labelled (15N and 13C) glycine by mycorrhizal pine seedlings. *New Phytologist*, 164(2), 383-388.
- Taylor, B. R., Parkinson, D., & Parsons, W. F. (1989). Nitrogen and lignin content as predictors of litter decay rates: a microcosm test. *Ecology*, 70(1), 97-104.
- Taylor, D. L., Bruns, T. D., Leake, J. R., & Read, D. J. (2002). Mycorrhizal specificity and function in myco-heterotrophic plants. In *Mycorrhizal ecology*(pp. 375-413). Springer Berlin Heidelberg.

- Tisserant, E., Malbreil, M., Kuo, A., Kohler, A., Symeonidi, A., Balestrini, R., ... & Gilbert, L. B. (2013). Genome of an arbuscular mycorrhizal fungus provides insight into the oldest plant symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110(50), 20117-20122.
- Trappe, J. M. (1962). *Cenococcum graniforme*—its distribution, ecology, mycorrhiza formation, and inherent variation (Doctoral dissertation).
- Trofymow, J. A., Morley, C. R., Coleman, D. C., & Anderson, R. V. (1983). Mineralization of cellulose in the presence of chitin and assemblages of microflora and fauna in soil. *Oecologia*, 60(1), 103-110.
- Trocha, L. K., Kałucka, I., Stasińska, M., Nowak, W., Dabert, M., Leski, T., Rudawska, M., & Oleksyn, J. (2012). Ectomycorrhizal fungal communities of native and non-native *Pinus* and *Quercus* species in a common garden of 35-year-old trees. *Mycorrhiza*, 22(2), 121-134.
- Vitousek, P. M., Mooney, H. A., Lubchenco, J., & Melillo, J. M. (1997). Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, 277(5325), 494-499.
- Wallander, H., Göransson, H., & Rosengren, U. (2004). Production, standing biomass and natural abundance of <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia*, 139(1), 89-97.
- Wallander, H., Göransson, H., & Rosengren, U. (2004). Production, standing biomass and natural abundance of <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C in ectomycorrhizal mycelia collected at different soil depths in two forest types. *Oecologia*, 139(1), 89-97.
- Wright, S. F., & Upadhyaya, A. (1996). Extraction of an abundant and unusual protein from soil and comparison with hyphal protein of arbuscular mycorrhizal fungi. *Soil science*, 161(9), 575-586.
- Wright, S. F., Franke-Snyder, M., Morton, J. B., & Upadhyaya, A. (1996). Time-course study and partial characterization of a protein on hyphae of arbuscular mycorrhizal fungi during active colonization of roots. *Plant and Soil*, 181(2), 193-203.
- Yarwood, S. A., Myrold, D. D., & Högborg, M. N. (2009). Termination of belowground C allocation by trees alters soil fungal and bacterial communities in a boreal forest. *FEMS Microbiology Ecology*, 70(1), 151-162.
- Zeglin, L. H., Kluber, L. A., & Myrold, D. D. (2013). The importance of amino sugar turnover to C and N cycling in organic horizons of old-growth Douglas-fir forest soils colonized by ectomycorrhizal mats. *Biogeochemistry*, 112(1-3), 679-693.
- Zhu, W., & Ehrenfeld, J. G. (1996). The effects of mycorrhizal roots on litter decomposition, soil biota, and nutrients in a spodosolic soil. *Plant and Soil*, 179(1), 109-118.